Experimentelle Beiträge zur Wachstumsgeschichte von Helianthus annuus

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde vorgelegt der Hohen philosophischen Fakultät der vereinigten Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg

von

FRITZ GERICKE

aus Potsdam

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Mit 9 Tabellen und 11 Figuren im Text

HALLE a. S. 1909

Tag der mündlichen Prüfung:

19. Dezember 1908.

Referent: **Prof. Dr. Küster.**

Sonderabdruck aus:
Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. 80.
Herausgeber: Dr. G. Brandes.

Meiner lieben Mutter!

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Einleitung, Fragestellung 321

II. Methode 322

III. Kapitel I: Normale Pflanzen 324

IV. Kapitel II: Mehrgipflige Pflanzen 326

a) Pflanzen mit zwei Seitengipfeln 326

b) Pflanzen mit einem Seitengipfel 334

c) Pflanzen mit vier Seitengipfeln 336

d) Pflanzen, welche nach Anlage des Blütenkorbes dekapitiert wurden 341

V. Kapitel III: Zur Hälfte entblätterte Pflanzen 345

VI. Kapitel IV: Pflanzen ohne Kotyledonen 355

VII. Kapitel V: Spät ausgesäte normale Pflanzen 359

VIII. Zusammenfassung der Hauptresultate 361

Einleitung. Fragestellung.

In den letzten Jahren sind in Bonn einige Arbeiten angefertigt worden, die eine bestimmte Gesetzmäßigkeit bei der Trockengewichtszunahme wachsender Pflanzen feststellen.[1]) Bearbeitet wurden einige Spezies von *Helianthus* und *Cannabis*. Die Verfasser kamen übereinstimmend zu dem Resultat, daß die Trockensubstanz der untersuchten Pflanzen während der vegetativen Wachstumsperiode nach dem Prinzip der geometrischen Reihe fortschreitet, deren Faktor oder Substanzquotient von den Zeitintervallen, das zwischen zwei Messungen liegt, und der Spezies abhängt. Diesen Faktor oder Substanzquotienten erhält man, wenn man die Trockensubstanz einer Pflanze in gleichen Zeiträumen bestimmt und jede erhaltene Gewichtsmenge durch die vorhergehende dividiert.

Von beiden Autoren wurden normale Pflanzen, d. h. solche, die ungestört ihr Wachstum beginnen und vollenden konnten, benutzt. Wie aber verhalten sich Pflanzen, die man durch operative Eingriffe zwingt, anders als normal zu wachsen? Auf Anregung und unter Leitung von Herrn Professor Dr. Küster versuchte ich im botanischen Garten zu Halle im Sommer und Herbst 1908 Beiträge zu dieser Frage zu sammeln. Es wurden vor allem Pflanzen auf Wachstum und Substanzproduktion geprüft, die an Stelle eines Vegetationspunktes zwei oder vier hatten.

[1]) P. Gressler: Über die Substanzquotienten von Helianthus annuus. Dissertation. Bonn 1907. H. Hackenberg: Über die Substanzquotienten von Cannabis sativa und Cannabis gigantea. Bonner Dissertation. Dresden 1908.

Außerdem versuchte ich festzustellen, wie sich Pflanzen hinsichtlich ihrer Substanzproduktion verhalten, denen man die Hälfte der Assimilationsorgane genommen hat. Schließlich wurden noch einige untergeordnete Versuche angestellt, auf deren Fragestellung ich später eingehen werde.

Methode.

Zu meinen Versuchen mußte ich solche Pflanzen benutzen, die in verhältnismäßig kurzer Zeit möglichst große Substanzmengen bilden, und die sich bei ungestörter Entwicklung nicht verzweigen. Ich wählte *Helianthus annuus Bismarckianus*. Am 29. Mai fand die erste Aussaat statt. Die Samen wurden zunächst in Schalen zur Keimung gebracht und dann in einem Abstande von etwa 20 cm voneinander ins freie Land umgesetzt. Eine zweite Aussaat machte ich in derselben Weise am 5. Juni; doch wurden im freien Lande die Keimlinge aus Raummangel etwas näher aneinandergesetzt. Bis Anfang Juli wurden die Pflanzen regelmäßig täglich begossen.

Trockengewichtsbestimmungen fanden von der Keimung an jeden siebenten Tag statt und wurden fortgesetzt bis die Exemplare ausgewachsen waren und welk wurden. Ich verfuhr dabei in folgender Weise. Um individuelle Unterschiede zu verwischen, suchte ich stets mehrere (anfangs 5, später 3) möglichst gleichartige mittlere Exemplare aus dem Bestande heraus. Die Wurzeln wurden von der anhaftenden Erde befreit, abgespült und mit Fließpapier abgetrocknet. Nachdem die Pflanzen an der Luft ein paar Tage vorgetrocknet waren, wurden sie in offenen Schalen im Trockenschrank einer Temperatur von 100—105° C ausgesetzt bis Gewichtskonstanz eintrat, was durch wiederholte Wägungen festgestellt wurde.

Eine Oxydation der Pflanzenteile war bei diesem Prozeß nicht zu vermeiden. Da aber alle Bestimmungen in derselben Weise gemacht worden sind, kann dieser Fehler,

der wahrscheinlich nicht groß ist, ohne weiteres vernachlässigt werden, zumal es für meine Fragestellungen vor allem hauptsächlich darauf ankam, relative Resultate zu gewinnen und miteinander zu vergleichen.

In den beifolgenden Tabellen findet sich ein Teil meiner Ergebnisse niedergelegt. In der ersten Spalte sind die Daten, an denen Frischgewichtswägungen stattfanden, verzeichnet; in der zweiten das Frischgewicht, in der dritten das Trockengewicht einer Pflanze; in der nächsten der Prozentgehalt an Trockensubstanz. Die fünfte Spalte zeigt die Zunahme an Trockengewicht von Woche zu Woche, die sechste den Substanzquotienten.[1]) In den letzten Spalten sind einige meteorologische Notizen zusammengestellt worden, und zwar in der siebenten Spalte die Regenmenge pro Woche, in der folgenden die tägliche Durchschnittstemperatur; in der vorletzten allgemeine Bemerkungen über die Bewölkung in der ganzen Woche; und endlich in der letzten die Summe der täglichen Sonnenscheindauer einer Woche in Stunden ausgedrückt. Die meteorologischen Beobachtungen wurden im Landwirtschaftlichen Institut zu Halle gemacht, und ich danke Herrn Prof. Dr. Holdefleiss für ihre Überlassung.

In den Figuren, welche die Zunahme der Trockensubstanz bei den verschiedenen behandelten Pflanzen in Kurven darstellen, habe ich die Wochen (1 Woche = $^2/_3$ cm) auf der Abszissenachse, die Trockensubstanzmengen in Gramm (10 g = $^2/_3$ cm) auf der Ordinatenachse aufgezeichnet; doch sind diese Kurven nicht bis zu Ende ausgeführt worden. Ihr weiterer Verlauf ist aber aus der Zeichnung ohne weiteres ersichtlich. Bei der Kurve, welche die Trockengewichtszunahme der Kotyledonen wiedergibt, sind die Tage ebenfalls auf der Abszissenachse und die

[1]) Dazu ist zu bemerken, daß die eingeklammerten Zahlen in den Kolonnen „Trocken Gew." und „Substanzquotient" nur bedingten Anspruch auf Richtigkeit haben und aus den ihnen vorhergehenden und nachfolgenden durch Messung gefundenen Werten rechnerisch abgeleitet worden sind.

Trockensubstanzmengen auf der Ordinatenachse aufgetragen worden, doch ist hier ein Tag = $2^2/_3$ mm und 0,01 g = $13^1/_3$ mm gesetzt. Auch das Anwachsen der Substanzquotienten der verschiedenen Pflanzenserien ist in Kurven veranschaulicht worden; wiederum ist die Zeit (1 Woche = $^2/_3$ cm) auf der Abszissenachse, der Wert des Faktors (1 = $^2/_3$ cm) auf der Ordinatenachse aufgetragen.

Normale Pflanzen.

Von den beiden Aussaaten vom 29. Mai und 5. Juni ließ ich die meisten Exemplare normal aufwachsen, um Vergleichsmaterial für die operierten Individuen zu haben. Ich kann hier die Befunde von GRESSLER[1]) bestätigen, der, wie erwähnt, über den Substanzquotienten von *Helianthus annuus* gearbeitet hat.

Bis zum Beginn der Blütenbildung, den ich bei den Pflanzen vom 29. Mai am 12. Juli bemerkte, bei den Pflanzen vom 5. Juni am 18. Juli, schreitet die Trockensubstanz der Pflanze ungefähr nach dem Prinzip einer geometrischen Reihe fort, deren Faktor bei wöchentlicher Messung bei meiner Form um 3 herum schwankte. Wenn man berücksichtigt, daß zwischen beiden Aussaatterminen acht Tage liegen, läßt sich feststellen, daß beide Reihen der normalen Pflanzen mit nahezu gleicher Schnelligkeit gewachsen sind.

Die geringen Unterschiede, welche die Tabellen zeigen, sind wohl auf individuelle Verschiedenheiten der gewogenen Exemplare zurückzuführen[2]). Bis zur dritten Woche nach der Keimung steigt das Trockengewicht nur langsam, um sich dann, nachdem die Pflanze mehr Assimilationsorgane ausgebildet hat, ziemlich schnell zu vergrößern (s. Tab. I). Dabei ist auffallend, wie wenig die Pflanzen durch äußere Verhältnisse, Licht, Temperatur und Niederschläge, beeinflußt werden. Es erreichten die nor-

[1]) P. GRESSLER, a. a. O.

[2]) Die Tabelle über die normalen Pflanzen vom 29. Mai ist nicht mit veröffentlicht.

Tab. I. Normale Pflanzen vom 5. Juni.

Datum	Frisch-gewicht	Trocken-gewicht	Prozent-gehalt an Trockensubst.	Absolute Zunahme	Substanz-Quotient	Niederschläge	Temperatur	Licht	Summe der Sonnenstunden
Samen	0,0442	0,0407	92,08	0,0164					
13. Juni	0,5982	0,0571	9,5	0,1019	2,78	19,6 ccm	21,0° C	teils wolkig, teils heiter	69,70 St.
20. „	1,943	0,159	8,1	0,420	3,64	9,3 „	18,1°	meist trübe	53,20 „
27. „	7,335	0,579	7,8	1,429	3,49	0,1 „	18,8°	meist heiter	80,65 „
4. Juli	25,026	2,008	8,2	4,217	3,10	4,8 „	16,2°	meist wolkig	42,30 „
11. „	73,17	6,225	8,5	10,646	2,71	7,1 „	20,2°	meist heiter	70,15 „
18. „	178,75	16,871	9,4	21,359	2,26	96,6 „	17,4°	meist wolkig	44,10 „
25. „	396,14	38,23	9,6	32,50	1,85	1,7 „	21,0°	teils heiter, teils trübe	58,00 „
1. Aug.	748	70,73	9,4	37,95	1,53	25,3 „	17,9°	teils heiter, teils trübe	55,45 „
8. „	1116	108,68	9,7	(49)	(1,45)	11,1 „	14,2°	meist wolkig, teilw. heiter	42,45 „
15. „	—	(157)	—	(73)	(1,40)	12,5 „	15,8°	meist trübe	53,55 „
22. „	—	(230)	—	(80)	(1,35)	23,7 „	16,4°	meist trübe, teilw. heiter	32,05 „
28. „	2821	310,43	11,0	(93)	(1,30)	5,8 „	14,2°	wolkig	24,65 „
4. Sept.	—	(403)	—	(101)	(1,25)	16,8 „	14,9°	teils heiter, teils trübe	42,85 „
11. „	—	(504)	—	(127)	(1,25)	6,5 „	12,5°	wolkig	22,60 „
18. „	3517	631	17,9	76	1,12	0,6 „	12,7°	meist heiter	59,20 „
25. „	3492	707	20,2	62	1,08		14,5°	meist wolkig, teilw. trübe	27,30 „
2. Okt.	3458	769	22,2						

malen Pflanzen eine Höhe von durchschnittlich 225 cm. Ihre Blütenstände hatten zur Zeit der Reife einen Durchmesser von ca. 24 cm. Das Gewicht eines Blütenkorbes mit fast reifen Samen betrug in Gramm durchschnittlich:

Frisch-Gew.	Trocken-Gew.	Prozentgeh. an Trockensubst.
925	240	25,9

Ende September begannen die unteren Blätter zu welken und nach dem 2. Oktober, wo die letzte Wägung stattfand, verfielen die Pflanzen schnell.

Mehrgipflige Pflanzen.

Helianthus annuus hat den Typus einer einachsigen Pflanze: die Achse erster Ordnung wächst im allgemeinen unverzweigt und findet mit der Ausbildung eines Blütenkorbes ihr Ende. Nachdem durch frühere Untersuchungen und meine eigenen festgestellt worden war, mit welcher Schnelligkeit die Substanzproduktion bei normalem Wachstum fortschreitet, sollte geprüft werden, wie der Gang der Entwicklung dann vorschritte, wenn die Pflanze mit zwei oder mehr Vegetationspunkten sich entwickelt, wenn also anstatt des Vegetationspunktes der Hauptachse mehrere untereinander gleichwertige (d. h. auf gleicher Höhe stehende) oder ungleichwertige Achselsprosse zur Entwicklung angeregt werden und der Vegetationspunkt des Hauptsprosses zerstört wird.

a) Zweigipflige Pflanzen.

Zunächst sollte das Verhalten zweigipfliger Pflanzen geprüft werden. Es ließ sich erwarten, daß dabei

entweder die Substanzproduktion unter dem geschilderten normalen und anormalen Verhalten dieselbe bliebe, abgesehen von der vorübergehenden Störung und Wachstumsunterbrechung, welche die Operation und die Zerstörung des Hauptvegetationspunktes mit sich bringt,

oder, daß mit der Zahl der Vegetationspunkte auch die Masse der produzierten Substanz wüchse,

oder schließlich, daß durch die Verdoppelung des wachsenden Vegetationspunkes die produzierte Substanzmenge hinter der von normalen Individuen mit einem Vegetationspunkte hervorgebrachten zurückbliebe, da vielleicht die Vegetationspunkte hinsichtlich ihrer Wachstumsfähigkeit untereinander verschieden sein könnten.

Daß die Seitenäste, wenn sie gleichzeitig mit ihrem Hauptsproß sich entwickeln, in der Masse der an ihnen entstehenden Organe sich von letzterem unterscheiden und auch in der Qualität der Organe, ihrer Größe, Form, Anordnung usw. von ihrem Hauptsproß verschieden sind, ist bekannt. Der Hauptsproß „beherrscht" sie und ihre Produktion qualitativ und quantitativ in der verschiedensten Weise[1]). Über die Entwicklung, welche die Seitensprosse aber dann nehmen, wenn jene Beeinflussungen und Korrelationen aufhören, sind erst für eine beschränkte Zahl von Fällen Tatsachen bekannt[2]). Wir wollen uns daher auch die Frage vorlegen, ob bei unseren Versuchen an doppelgipfligen Pflanzen die Seitenäste qualitativ sich von den Hauptsprossen der normal sich entwickelnden Exemplare unterscheiden und werden besonders auf die Blütenbildung an Seitenzweigen eingehen.

Um Pflanzen mit zwei Vegetationspunkten zu erzeugen, schnitt ich am 13. Juni einer Anzahl von Keimlingen vom 5. Juni den Vegetationskegel zwischen den Keimblättern aus. Es wurden im ganzen etwa 100 Exemplare so operiert. Nach wenigen Tagen bildete sich an der Ansatzstelle der Kotyledonenstiele eine starke Verdickung. Wie die anatomische Untersuchung ergab, waren die Blattscheiden etwas in die Länge gewachsen, außerdem hatte aber ein beträchtliches Dickenwachstum des Markes statt-

[1]) Goebel: Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig, Berlin 1908. 73.

[2]) Über die anatomischen Eigentümlichkeiten der nach Entgipfelung sich aufrichtenden Koniferenseitenäste vgl. Wiesener: Über das ungleichseitige Dickenwachstum des Holzkörpers infolge der Lage. Ber. d. D. Bot. Ges. 1892. Bd. X, 605—610.

gefunden, und an der Stelle, wo der Vegetationskegel abgeschnitten worden war, hatte sich Wundkork gebildet. Das Ganze stellte sich als eine der Kallusbildung ähnliche Reaktion dar. 8—10 Tage nach der Operation entwickelten sich zwei Seitensprosse in der Achsel der Kotyledonen. Sie zerrissen die Kotyledonenstiele und zwängten sich durch

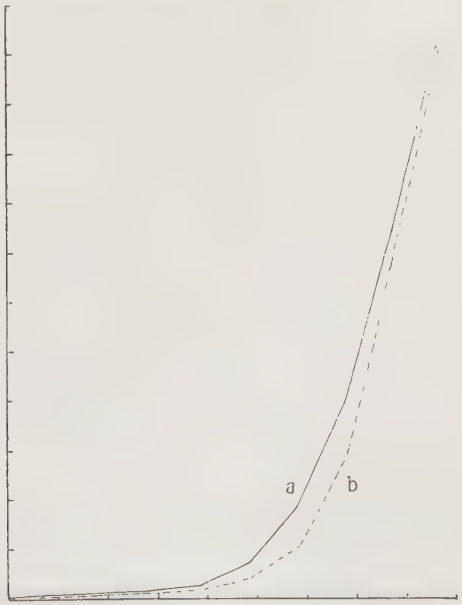


Fig. 1. Die Kurven veranschaulichen das Anwachsen des Trockengewichtes bei normalen (a) und zweigipfligen (b) Pflanzen.

die so entstandene Öffnung. Die ersten Blätter dieser Seitensprosse waren durch den Druck der Kotyledonenstiele anfangs vollkommen zerknittert. — Inden meisten Fällen wuchsen beide Sprosse gleichmäßig stark schräg aufwärts; nur bei einzelnen Pflanzen blieb einer von beiden Sprossen im Wachstum zurück. Eine Aufrichtung des einen der beiden Sprosse, wie sie in Anaogie der von *Abies* u. a. bekannten Fällen hätte zu erwarten sein können, trat nicht ein.

Tab. II. Pflanzen vom 5. Juni mit zwei Vegetationspunkten.

Datum	Frisch-gewicht	Trocken-gewicht	Prozent-gehalt an Trockensubst.	Absolute Zunahme	Substanz-Quotient	Niederschläge	Temperatur	Licht	Summe der Sonnenstunden
Samen	0,0442	0,0407	92,08	0,0138					
13. Juni	0,5968	0,0545	9,5	0,0475	1,87	19,6 ccm	21,0° C	teils wolkig, teils heiter	69,70 St.
20. „	1,256	0,102	8,1	0,114	2,11	9,3 „	18,1°	meist trübe	53,20 „
27. „	2,611	0,216	8,2	0,536	3,48	0,1 „	18,8°	meist heiter	80,65 „
4. Juli	9,125	0,752	8,2	2,002	3,66	4,8 „	16,2°	meist wolkig	42,30 „
11. „	31,56	2,754	8,7	6,969	3,53	7,1 „	20,2°	meist heiter	70,15 „
18. „	104,71	9,723	9,2	17,696	2,82	96,6 „	17,4°	meist wolkig	44,10 „
25. „	310,22	27,419	8,8	37,431	2,36	1,7 „	21,0°	teils heiter, teils trübe	58,00 „
1. Aug.	660	64,85	9,6	40,88	1,63	25,3 „	17,9°	teils heiter, teils trübe	55,45 „
8. „	1016	105,73	10,4	(51)	(1,50)	11,1 „	14,2°	meist wolkig, teilweise heiter	42,45 „
15. „	—	(157)	—	(63)	(1,40)	12,5 „	15,8°	meist trübe	53,55 „
22. „	—	(220)	—	(66)	(1,30)	23,7 „	16,4°	meist trübe, teilweise heiter	32,05 „
28. „	2352	285,29	12,1	(85)	(1,30)	5,8 „	14,2°	wolkig	24,65 „
4. Sept.	—	(370)	—	(110)	(1,27)	16,8 „	14,9°	teils heiter, teils trübe	42,85 „
11. „	—	(480)	—	(118)	(1,24)	6,5 „	12,5°	wolkig	22,60 „
18. „	3320	598	18,0	56	1,09	0,6 „	12,7°	meist heiter	59,20 „
25. „	3277	654	19,9	52	1,07	—	14,5°	meist wolkig, teilweise heiter	27,30 „
2. Okt.	3235	702	21,7						

Über das Resultat dieser Versuchsserie läßt die Tabelle II im einzelnen erkennen, daß Pflanzen mit zwei Vegetationspunkten, die durch Entfaltung der Kotyledonarseitensprosse und Unterdrückung des Hauptsprosses zustande kommen, keineswegs die doppelte Substanzmenge produzieren wie eine normale Pflanze. Verfolgen wir die Wachstumszunahme der operierten Pflanzen des näheren, so stellt sich heraus, daß in der ersten Zeit nach der Operation die Trockensubstanzproduktion eine sehr geringe ist (Fig. 1). Während die normalen Pflanzen in der ersten Woche um das Dreifache, in der zweiten Woche um das Vierfache ihres Gewichtes zunehmen, steigt bei den operierten Pflanzen das Trockengewicht nur jedesmal um das Doppelte. Dieser Unterschied im Wachstum darf uns nicht wundernehmen, denn die operierte Pflanze ist beinahe 14 Tage lang allein auf die Assimilationsfähigkeit der Kotyledonen und deren Reservestoffe angewiesen; die normale Pflanze hat aber unterdessen schon zwei Laubblattpaare ausgebildet und kann infolgedessen bedeutend mehr assimilieren. Erst nachdem sich bei den operierten Pflanzen an den Seitensprossen Blätter entwickelt haben, geht das Wachstum auch bei ihnen schneller vonstatten. Bis zur 8. Woche steigt das Trockengewicht dann so rasch, daß die normalen Pflanzen fast eingeholt werden; und wenn wir unsere berechneten Trockengewichte berücksichtigen wollen, obwohl sie ja nur Anspruch auf bedingte Richtigkeit haben und nur ungefähr zutreffende Werte bringen, so sehen wir, daß in der 10. Woche das Trockengewicht bei den zweigipfligen Pflanzen sogar etwas größer ist als bei den normalen. Von der 11. Woche an sind bis zum Welkwerden aber die normalen Pflanzen mit ihrem Trockengewicht stets etwas voraus.

Diese verschiedene Wachstumsschnelligkeit drückt sich in dem Substanzquotienten aus. Dieser erreicht bei den normalen Pflanzen schon in der zweiten Woche seinen größten Wert (3,64), um dann beständig zu sinken. Bis zum Ansatz der Blütenknospen (ca. 18. Juli), in welcher

Zeit ja die normale Pflanze nach dem Prinzip der geometrischen Reihe ihr Trockengewicht vermehrt, ist der Substanzquotient durchschnittlich 3,14, während er bei den Pflanzen mit zwei Vegetationspunkten bis zur Bildung der Blütenknospen (ca. 23. Juli) durchschnittlich 2,91, also etwas kleiner, ist. Den größten Wert erreicht der Substanzquotient bei den zweigipfligen Pflanzen aber erst in der 4. Woche (3,66), und zwar ist der größte Wert bei den Pflanzen mit zwei Vegetationspunkten größer als der größte Wert bei den normalen Pflanzen (s. Fig. 2).

Fig. 2. Die Veränderung der Substanzquotienten bei normalen (a) und zweigipfligen (b) Pflanzen.

Die Periode der größten Gewichtszunahme fällt sowohl bei den operierten als auch bei den normalen Pflanzen in die 13. Woche. Wir finden da, wenn wir wieder die berechneten Werte zuhilfe nehmen, bei den normalen Pflanzen eine Trockengewichtszunahme um rund 127 g, bei den operierten um 118 g. Nach dieser Zeit können wir bei beiden Pflanzen eine bedeutende Abnahme in der Zuwachsschnelligkeit konstatieren. Es hängt das damit zusammen, daß besonders die unteren Blätter welk werden und infolgedessen auch das Frischgewicht abnimmt. Nach der 16. Woche starben die Pflanzen bald vollkommen ab.

Was insbesondere die Blütenbildung betrifft, so erwähnten wir schon, daß die Blütenknospen etwa eine Woche später (am 23. Juli) als bei den normalen Pflanzen angelegt wurden, und zwar entwickelte sich an jedem Seitensproß eine Blüte, die bei der Fruchtreife etwa 12—13 cm Durchmesser hatten. Das Gewicht eines Blütenstandes war am 2. Oktober durchschnittlich folgendes:

Frisch-Gew.	Trocken-Gew.	Prozentgeh. an Trockensubst.
267	42	15,7

Wie ein Vergleich mit den normalen Pflanzen lehrt, ist das Trockengewicht der beiden Blütenstände der zweigipfligen Pflanzen nur etwa ein Drittel so groß wie das Trockengewicht des einen Blütenkorbes einer normalen Pflanze. Daraus geht hervor, daß Pflanzen mit zwei Vegetationspunkten gegenüber den normalen Pflanzen verhältnismäßig mehr Material für den Aufbau von Stamm und Blättern verwenden als für die Blüte (s. Tab. V). Die verzweigten Pflanzen legen für die Blütenstände, hauptsächlich natürlich in den Samen, nur etwa 12% ihres Trockengewichtes an; die normalen Pflanzen dagegen rund 30%. Schon F. Haberlandt[1]) hat darauf hingewiesen, daß sich die einachsigen Pflanzen gegenüber den mehrachsigen durch ein höheres und besseres Erträgnis auszeichnen.

Die Größe der zweigipfligen Pflanzen betrug bei der Samenreife (am 2. Oktober) durchschnittlich 200 cm. (Normale Pflanzen 225 cm.)

Worin es seine Begründung finden mag, daß Exemplare mit zwei gleichzeitig sich entwickelnden Nebensprossen nicht doppelt soviel Substanz produzieren wie normale, unverzweigte Individuen, ist schwer zu beurteilen. Auch dann, wenn Pflanzen sich mit zwei Vegetationspunkten anstatt mit einem entwickeln und zwei beblätterte Achsen produzieren anstatt einer, müssen sie mit einem Wurzelsystem auskommen. Auch bei denjenigen Koniferen, bei welchen sich nach Entgipfelung zwei Nebensprosse aufrichten, so daß der Baum zweigipflig sich weiter entwickelt, dürfte keinesfalls eine Verdoppelung der Substanzproduktion eintreten, vielmehr ergänzen sich die aufgerichteten Sprosse zu einer Krone, deren Habitus im

[1]) F. Haberlandt: Wissenschaftl.-prakt. Unters. a. d. Gebiete des Pflanzenbaues. Wien 1877. Bd. II, 235—239.

wesentlichen normal ist. Immerhin wäre es vorstellbar, daß an Exemplaren, welche sich mehrgipflig entwickeln, eine korrelative Förderung des Wurzelsystems eintritt, und insbesondere bei schnell wachsenden krautigen Pflanzen wie Helianthus scheint es mir nicht so aussichtslos, nach einer korrelativen Förderung der Wurzelentwicklung zu suchen. In der Tat hat Vöchting[1]) an dekapitierten Sonnenrosen, die allerdings im Gegensatz zu den hier geschilderten Pflanzen erst kurze Zeit nach der Anlage der Blütenknospen geköpft worden waren, eine Förderung der Wurzelentwicklung konstatiert; wir werden von seinen Ergebnissen noch später zu sprechen haben. Bei unseren hier geschilderten Exemplaren habe ich eine solche Förderung nicht erkennen können, und es hätte besonderer Einrichtungen bedurft, wie etwa Glaskästen mit durchsichtigen Wänden, um diese Frage gründlicher prüfen zu können.

Wenn doppelgipflige Pflanzen mit ihren beiden Nebenachsen sich von eingipfligen ebenso sehr durch die Quantität der produzierten Substanz wie durch den zeitlichen Verlauf der Entwicklung unterscheiden, wird die Frage aufzuwerfen sein, ob alle Vegetationspunkte einer Pflanze, ceteris paribus, zu gleichen Wachstumsleistungen befähigt sind und untereinander gleiche Wertigkeit haben.

Daß bei gleichzeitiger Entwicklung von Haupt- und Nebenachsen diese einander ungleich zu sein pflegen und gewöhnlich der Hauptachse die Fähigkeit zu höherer und schnellerer Substanzproduktion zukommt, ist bekannt: unsere Versuche zeigen aber zum mindesten durch die auf die Blütenbildung sich beziehenden Ergebnisse, daß zwischen Haupt- und Nebenachse, auch nach Wegfall der Korrelationen, wenn also die Nebenachse nicht mehr von der Hauptachse „beherrscht" wird, ein Unterschied fortbesteht; dieser spricht sich darin aus, daß der Hauptsproß mehr Blütensubstanz produziert als die Seitensprosse.

[1]) Vöchting: Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen 1908.

Die geschilderten Versuche und Ergebnisse legen zwei weitere Versuche nahe. Ist es vielleicht die Tatsache, daß zwei Gabelsprosse sich gleichzeitig und nebeneinander ausbilden, welche ihre Abweichungen vom Verhalten des einzelnen sich entwickelnden Helianthussproß bedingen? Und weiterhin: lassen vielleicht auch die Seiten-

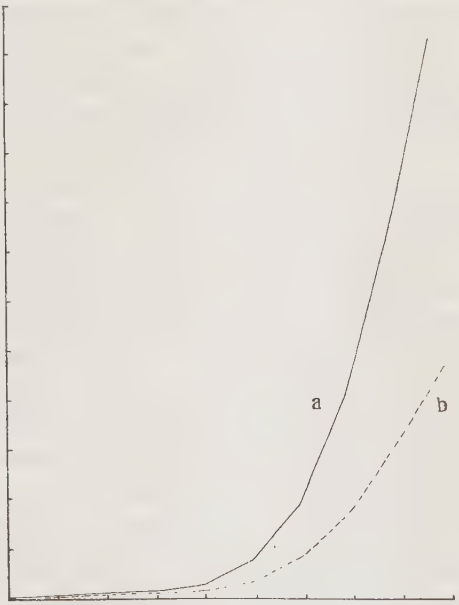


Fig. 3. Das Anwachsen des Trockengewichts bei normalen Pflanzen (a) und Pflanzen mit einem Seitengipfel (b).

sprosse einer Pflanze untereinander Verschiedenheiten und Unterschiede in ihrer Wertigkeit erkennen? Es wäre sehr wohl vorstellbar, daß die Kotyledonarsprosse hinsichtlich ihrer Produktivität sich anders verhielten, als Nebensprosse, welche sich aus den Achseln der Laubblätter entwickeln.

b) Pflanzen mit einem Seitengipfel.

Zur Prüfung der ersten Frage, die wir soeben aufstellten, nämlich, ob die gleichzeitige Entwicklung der beiden Kotyledonarsprosse die qualitativen und quantita-

Tab. III. Pflanzen vom 5. Juni mit einem Seitengipfel.

Datum	Frisch-gewicht	Trocken-gewicht	Prozentgehalt an Trockensubstanz	Absolute Zunahme	Substanz-Quotient	Niederschläge	Temperatur	Licht	Summe der Sonnenstunden
Samen	0,0442	0,0407	92,08	0,0138					
13. Juni	0,5968	0,0545	9,5	0,0475	1,87	19.6 ccm	21,0° C	teils wolkig, teils heiter	69,70 St.
20. „	1,256	0,102	8,1	0,153	2,50	9,3 „	18,1°	meist trübe	53,20 „
27. „	3,077	0,255	8,2	0,631	3,47	0,1 „	18,8°	meist heiter	80,65 „
4. Juli	11,104	0,886	7,9	1,570	2,77	4,8 „	16,2°	meist wolkig	42,30 „
11. „	26,83	2,456	9,1	4,251	2,73	7,1 „	20,2°	meist heiter	70,15 „
18. „	71,68	6,707	9,3	8,845	2,31	96,6 „	17,4°	meist wolkig	44,10 „
25. „	165,27	15,552	9,4	13,342	1,85	1,7 „	21,0°	teils heiter, teils trübe	58,00 „
1. Aug.	303,22	28,894	9,5	14,886	1,51	25,3 „	17,9°	teils heiter, teils trübe	55,45 „
8. „	441,59	43,77	9,9						

tiven Abweichungen vom normalen Verhalten bedingt, wurden einige Versuche derart angestellt, daß an dekapitierten Pflanzen, welche zwei Kotyledonarsprosse entwickelt hatten, der eine der beiden Seitensprosse noch entfernt wurde. An solchen Exemplaren richtete sich der stehengebliebene Sproß senkrecht auf, so daß nach einiger Zeit die Pflanzen wie normal gewachsene aussahen. Über die Einzelheiten der Ergebnisse gibt Tab. III und Fig. 3 Auskunft.

Die aufgeworfene Frage wird durch diese Versuche leider nur unvollkommen beantwortet. Das auffallend geringe Trockengewicht dieser Pflanzen mag vielleicht dadurch zu erklären sein, daß der wachstumshemmende Einfluß der Operationen, von dem oben die Rede war, hier zweimal das Wachstum und die Substanzproduktion unterbrach; aus diesem Grunde werden die zweimal operierten Pflanzen mit den einmal operierten für die Frage nach der Substanzproduktion nicht ohne weiteres vergleichbar sein.

Es wäre sehr interessant gewesen, bei den Pflanzen, die nur mit einem Seitensproß aufwuchsen, die Blütenbildung zu beobachten und insbesondere die Blütensubstanzen zu wägen; leider reichte die Zahl der vorbereiteten Exemplare nicht aus, so daß alle für Wägung und Trockengewichtsbestimmung geopfert werden mußten.

c) Pflanzen mit vier Seitengipfeln.

Eingehender können wir die zweite Frage diskutieren, die an Individuen geprüft wurde, an welchen sich außer den beiden Kotyledonarsprossen noch zwei Laubblattsprosse entwickelten. Ich schnitt bei einer Anzahl Pflanzen vom 29. Mai (etwa 90—100) den Vegetationskegel über dem ersten Laubblattpaare ab. Die so dekapitierten Pflanzen zeigten nach einigen Tagen die gleiche Erscheinung, wie die Pflanzen mit zwei Vegetationspunkten: es bildete sich bei der Ansatzstelle der Kotyledonenstiele ein durch Dickenwachstum des Markes hervorgerufener Knoten. Dann entwickelten sich, meist ungefähr gleichzeitig, in den Achseln

der Laubblätter und in den Achseln der Kotyledonen Seitenzweige; verschiedentlich kamen die Kotyledonarzweige eher zur Entwicklung. Diese zerrissen, wie wir das schon beschrieben haben, die Kotyledonenstiele und wuchsen mit zerknitterten Blättern durch den Schlitz heraus. Bei den Laubblattzweigen bemerkte ich nichts derartiges.

Die vier Zweige wuchsen in den meisten Fällen ziemlich gleichmäßig und schräg aufwärts, nur in einigen Fällen blieb das Wachstum der Kotyledonarzweige hinter dem der Laubblattzweige zurück. Jeder Sproß entwickelte eine Blüte von durchschnittlich 12 cm Durchmesser. Die Höhe der Pflanzen betrug bei der Fruchtreife durchschnittlich 170 cm. Am 17. Juli wurden die ersten Blütenknospen bemerkt, also fünf Tage später als bei den normalen Pflanzen. Wegen der Einzelheiten vergleiche man Tabelle IV und Figur 4.

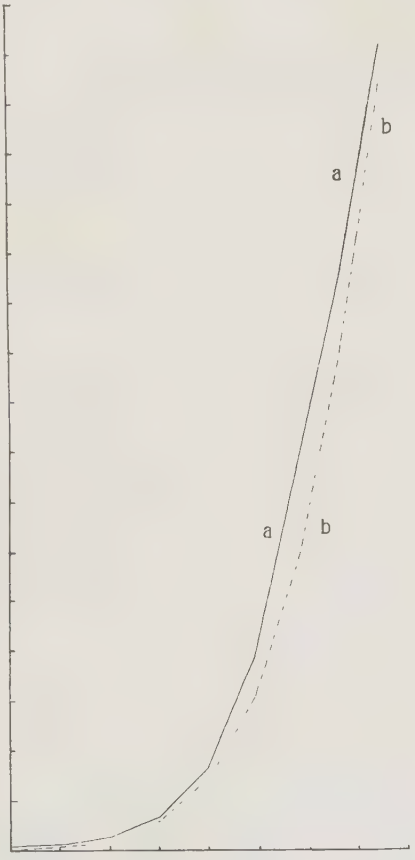


Fig. 4. Die Zunahme der Trockensubstanz bei normalen (a) und viergipfligen Pflanzen (b).

Die Tabelle lehrt uns, daß die Trockengewichtszunahme der Pflanzen mit vier Vegetationspunkten unge-

Tab. IV. Pflanzen vom 29. Mai mit vier Vegetationspunkten.

Datum	Frisch-gewicht	Trocken-gewicht	Prozent-gehalt an Trockensubst.	Absolute Zunahme	Sub-stanz-Quo-tient	Niederschläge	Tempe-ratur	Licht	Summe der Sonnen-stunden
Samen	0.0442	0.0407	92,08	0,0151		79,7 ccm	21,1° C	teils heiter, teils trübe	61,95 St.
	noch nicht operiert!								
4. Juni	0,5716	0,0558	9.7	0,1009	2.80	8,7 „	13,2°	teils heiter, teils trübe	57,15 „
11. „	1,7248	0,1567	9.0	0,2253	2,43	19,5 „	20.0°	meist heiter	72,80 „
18. „	4.533	0,382	8,5	0,856	5,24	9,4 „	19,5°	anfangs trübe, später heiter	56,55 „
25. „	14,285	1.238	8,6	3,256	3,63	0,1 „	18,5°	heiter	69,10 „
2. Juli	50,51	4,494	8,9	8,539	2,90	1.2 „	16,5°	meist trübe	47,35 „
9. „	148,82	13,033	8,7	16.677	2,27	10,7 „	20,0°	heiter	78,40 „
16. „	315,22	29,71	9,4	27,04	1,91	96,5 „	17,2°	meist trübe	37,05 „
23. „	561,77	56,75	10,1	41,43	1.73	1,7 „	21,2°	teils heiter, teils trübe	62,45 „
30. „	965	98,18	10,3	55,54	1,57	25,0 „	17.4°	meist heiter	47,00 „
6. Aug.	1314	154,72	11,6	(60)	(1,40)	8.7 „	15,6°	teils heiter, teils trübe	51,80 „
13. „	—	(215)	—	(64)	(1,30)	15.2 „	14.6°	teils heiter, teils trübe	48,50 „
20. „	—	(279)	—	(63)	(1,22)	23,7 „	17,2°	meist trübe	40,35 „
28. „	2646	342,75	12,9	(80)	(1,23)	5,8 „	14,2°	trübe	24.65 „
4. Sept.	—	(422)	—	(100)	(1,23)	16,8 „	14,9°	teils heiter, teils trübe	42.85 „
11. „	—	(522)	—	(133)	(1,23)	6,5 „	12,5°	trübe	22,60 „
18. „	3324	655	19,7	85,0	1,13	0,6 „	12,7°	meist heiter	59,20 „
25. „	3288	740	22,5	51	1,06	— „	14,5°	meist trübe, teilw. heiter	27.30 „
2. Okt.	3239	791	24,4						

fähr gleichen Schritt hält mit der bei normalen Pflanzen beobachteten, ja die letzte Wägung ergab sogar bei den letzteren ein geringeres Trockengewicht. Das anfängliche Zurückbleiben der dekapitierten Pflanzen hinter den normalen ist zum großen Teil auf eine Wachstumsstörung infolge des Abschneidens der Spitze zurückzuführen. Doch ist diese Störung nicht so auffallend, wie bei den Pflanzen, die nach dem Dekapitieren nur auf ihre Keimblätter angewiesen sind; offenbar sind der Besitz der beiden Laubblätter und dor vorgeschrittene Zustand des Wurzelsystems der Pflanze schon von außerordentlichem Nutzen.

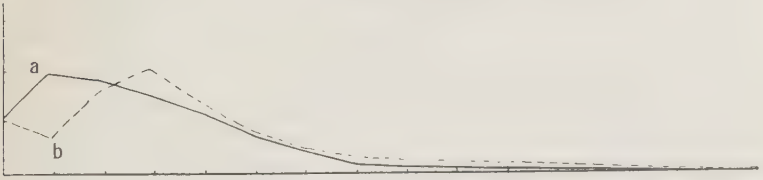


Fig. 5. Die Kurve stellt die Änderung der Substanzquotienten von Woche zu Woche dar bei normalen (a) und viergipfligen Pflanzen (b).

Bemerkenswert ist, daß der Prozentgehalt an Trockensubstanz bei den viergipfligen Individuen stets ein höherer als bei allen übrigen untersuchten Pflanżen ist. Diesen Überschuß durch eine bevorzugte Stellung der Versuchspflanzen (bessere Belichtung, geringere Konkurrenz seitens der Nachbarpflanzen u. dgl.) zu erklären, liegt keine Veranlassung vor, da die hier geschilderten Exemplare neben den normalen und zweigipfligen sich entwickeln.

Der Substanzquotient erreicht bei den viergipfligen Pflanzen erst in der fünften Woche nach der Keimung seinen größten Wert (3,63) um dann allmählich wieder kleiner zu werden (s. Fig. 5). Die bei den einzelnen Messungen für den Substanzquotienten der viergipfligen Pflanzen gefundenen Werte bleiben dabei größer als bei den normalen Pflanzen.

Die vier Blütenkörbe waren meist nicht alle gleichmäßig entwickelt; gewöhnlich war einer oder auch zwei merklich kleiner als die übrigen. Hierin steht das Ver-

halten der Pflanzen mit vier Vegetationspunkten im Gegensatz zu dem der zweigipfligen Individuen, deren beide Seitengipfel immer Blütenkörbe von gleicher (oder nahezu gleicher) Größe ausbildeten. Bei einem Exemplar einer viergipfligen Pflanze fand ich am 2. Okt. folgende Maße und Gewichte:

1. Durchmesser $12^1/_2$ cm.

Frischgew.	Trockengew.
271	48

2. Durchmesser 12 cm.

Frischgew.	Trockengew.
263	46

3. Durchmesser 11 cm.

Frischgew.	Trockengew.
260	42

4. Durchmesser 9 cm.

Frischgew.	Trockengew.
198	34

Alle vier Blütenkörbe zusammen wiegen also:

Frischgew.	Trockengew.	Prozentgeh. an Trockensubst.
992	170	17,1

Von der gesamten Trockensubstanz der Pflanze wurden demnach 21,4% für die Fortpflanzungsorgane angelegt, d. h. ebenfalls weniger als die normalen Pflanzen dafür verwendeten, aber mehr, als die Pflanzen mit zwei Vegetationspunkten dafür anlegten.

Wir kommen schließlich zu dem Ergebnis, daß sich zwischen den Pflanzen mit einem (normal), zwei oder vier Vegetationspunkten wesentliche Unterschiede in der Trockensubstanzzunahme nicht konstatieren lassen. Dagegen zeigen sich in der Verteilung des Materials bei den beobachteten Pflanzen große Verschiedenheiten. Die normalen Pflanzen verwenden verhältnismäßig viel, ungefähr ein drittel, für die Blütenstände und natürlich besonders für die Samen; etwas mehr als ein fünftel legen dafür an die viergipf-

ligen Pflanzen und nur ungefähr ein achtel der Trockensubstanz die Pflanzen mit zwei Vegetationspunkten.

Was die Wertigkeit der verschiedenen Seitensprosse betrifft, so waren wenigstens in der Mehrzahl der Fälle, die Kotyledonarsprosse den Laubblattachselsprossen hinsichtlich ihrer Substanzproduktion als gleichwertig zu bezeichnen. (Diese Folgerung gilt zunächst nur für Fälle, in welchen sich, wie bei meinen Versuchen, Kotyledonarsprosse und Laubblattsprosse an einem Individuum entwickelten.) Die Tatsache, daß unsere Pflanzen mit vier Vegetationspunkten zum Schluß ihrer Entwicklung substanzreicher wurden als normale mit einem Gipfel, läßt an die Möglichkeit denken, daß mit steigender Zahl der Vegetationspunkte die endliche Substanzmenge eines Pflanzenindividuums auch dann steigen kann, wenn die Ersatzgipfel einzeln genommen an Leistungsfähigkeit dem Hauptsproß nicht ebenbürtig sind. Pflanzen, die etwa in frühen Stadien ihrer Entwicklung durch Dekapitation zur Bildung von 6 oder 8 Seitensprossen angeregt werden, müßten demnach, wenn unsere Vermutungen zutreffend sind, eine noch weitere Steigerung ihrer Substanzmasse schließlich erkennen lassen. Leider konnte weder diese Frage näher geprüft werden, noch die andere, bei welcher Zahl wachsender Gipfel (konstante Boden-, Klima- und Witterungsverhältnisse vorausgesetzt) das der betreffenden Spezies erreichbare Gewichtsmaximum erreicht wird. Herr Professor Dr. Küster gedenkt diese Frage noch eingehender prüfen zu lassen. — Wie sich Pflanzen verhalten, die erst in späteren Stadien ihrer Entwicklung (nach Ansatz der Blütenknospen) zur Bildung von Seitentrieben angeregt werden, wird im nächsten Abschnitt zu zeigen sein.

d) Pflanzen, welche nach Anlage des Blütenkorbes dekapitiert wurden.

Eine weitere Serie von Versuchen, die ich schildern will, betrifft Pflanzen, welche vor der Entfaltung der Blütenkörbe dekapitiert wurden.

Nachdem wir an Exemplaren, welche in den frühesten Stadien ihrer Entwicklung operiert worden waren, die Beziehungen klargelegt haben, welche zwischen der Masse der produzierten Blütenkorbsubstanz und der Zahl der Vegetationspunkte oder überhaupt der Form, die man Pflanzen durch gewaltsame Eingriffe gegeben hat, bestehen, soll noch geprüft werden, in welche Bahnen die Blütenproduktion an Exemplaren geleitet wird, die erst vor der Entfaltung der Hauptinfloreszenzen geköpft wurden.

Dekapitierte Pflanzen nehmen nach der Operation morphologische Eigentümlichkeiten an, welche sie sehr bald von den normalen Pflanzen unterscheiden.

Verschiedene Autoren haben sich schon mit ähnlichen Versuchen befaßt, und besonders hat Vöchting[1]) und vor ihm C. Kraus[2]) ausführlich über am Blühen verhinderte Sonnenblumen geschrieben. Beide Autoren benutzten zu ihren Versuchen die einköpfige russische Sonnenblume, bei der sich äußerst selten Achselknospen entwickeln. Den Mitteilungen Vöchtings, der mit C. Kraus im wesentlichen übereinstimmt, ist folgendes zu entnehmen.

Die Stengel der dekapitierten Pflanzen unterscheiden sich schon äußerlich von den normalen durch auffällige Dicke und Stärke, durch dunkelgrüne Färbung und vor allem durch außerordentlich starke Längsfurchung der Oberfläche. Die Blattstiele werden sehr dick und fleischig, vielfach springen sie oberseits auf, und die Wunden werden mit Kork überzogen. An der Basis der Blattstiele findet sich eine wulstartige Verdickung, die sich allerdings, wenn auch bei weitem nicht so stark, auch bei den normalen Pflanzen zeigt. Dieser Wulst zeigt zwei Einkerbungen. Auch die Wurzel nimmt an dem hypertrophischen Wachstum teil. Die Blätter nehmen an Umfang zu und werden

[1]) Vöchting: a. a. O.

[2]) C. Kraus: Untersuchungen über innere Wachstumsursachen und deren künstliche Beeinflussung. Zweiter Nachtrag. Forschungen auf dem Gebiete der Agrikultur-Physik. Bd. IV. Heidelberg 1881. 377—394.

dick; Blattfläche und -stiel sind meist in weitem Bogen abwärts gekrümmt. Die am Blühen gehinderten Pflanzen gehen im Herbste im allgemeinen schneller zugrunde als die normalen, da sie infolge ihres reichen Inhaltes häufig faulen, während bei den normalen Pflanzen die Stämme langsam eintrocknen. Die Unterdrückung der Geschlechtstätigkeit hat eine bedeutende Störung im Wachstum zur Folge. Die Zunahme der mit Dickenwachstum versehenen Organe, verläuft anomal. Indem die in den Blättern erzeugten Assimilate verhindert werden, an die normalen Verbrauchsstätten, Blüte, Früchte, abzufließen, häufen sie sich in den Organen an, üben in den Geweben morphogene Reize aus und veranlassen sie zu anomalem Wachstum.

Soweit Vöchting und Kraus.

Ähnliche Erfolge wie die genannten Autoren hat Wollny[1]) bei geköpften Helianthuspflanzen erzielt.

Bei meinen eigenen Versuchen traten dieselben Erscheinungen auf, wie sie die früheren Autoren geschildert haben; ich beschränke mich daher darauf, einige kleine Abweichungen von ihren Befunden zu notieren.

Wie schon früher erwähnt, arbeitete ich durchweg mit *Helianthus annuus Bismarckianus.*

Die dekapitierten Pflanzen der von mir verwendeten Form verzweigten sich: einige Exemplare entwickelten aus den obersten Blättern des Achsenstumpfes Achselsprosse, andere bildeten nur in der mittleren Region des Stammes Nebensprosse.

Weiterhin wäre zu bemerken, daß die von mir operierten Pflanzen eine längere Lebensdauer als die normalen hatten, insofern als Mitte November, wo die Pflanzen gefällt wurden, das Gewebe ihrer Stengel noch lebendig war, während die normalen schon Mitte Oktober tot und trocken waren. Bei Vöchtings Versuchen verfielen die

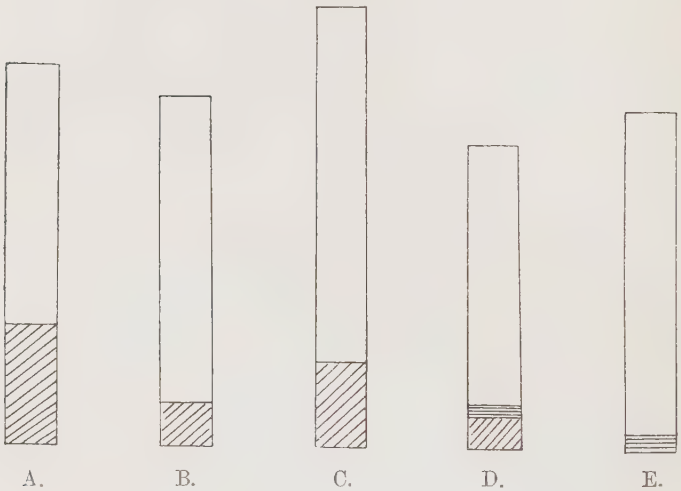
---

[1]) Wollny, E.: Untersuchungen über die künstliche Beeinflussung der inneren Wachstumsursachen. Forschg. a. d. Geb. der Agrikultur-Physik. Heidelberg 1885. 107—119.

operierten Pflanzen in den meisten Fällen früher als die normalen. VÖCHTING nimmt an, daß infolge des Stoffreichtums der Zellen die Gewebe ihre Widerstandsfähigkeit verlieren.

Auffälliges Dickenwachstum der Wurzeln habe ich an den operierten Pflanzen nicht beobachtet (vgl. oben).

Tab. V.



Darstellung des Verhältnisses der vegetativen Trockensubstanz (weiß) und der Trockensubstanz der Blütenkorbmasse (schraffiert: fertile schräg, sterile horizontal) bei: A. normalen Pflanzen, B. zweigipfligen Pflanzen, C. viergipfligen Pflanzen, D. nach Anlage des Blütenkorbes dekapitierten Pflanzen mit fertilen und sterilen Blütenständen, E. nach Anlage des Blütenkorbes dekapitierter Pflanzen mit nur sterilen Blütenständen.

Unsere Hauptfrage, wie sich die dekapitierten Pflanzen hinsichtlich ihrer Blütenbildung verhalten, ist folgendermaßen zu beantworten. Blütenköpfe wurden an allen Exemplaren ausgebildet; hinsichtlich der Fruchtbildung war aber insofern ein Unterschied zwischen den einzelnen Individuen erkennbar, als die Pflanzen, die nur aus den Achseln der obersten Blätter Achseltriebe entwickelten,

Samen angesetzt hatten, während alle übrigen nur taube Blüten[1]) hervorbrachten. Die Blütenstände, in denen Samen angelegt wurden, waren auch anomal hinsichtlich ihrer Form (Verwachsung von zwei Blütenständen zu einem einheitlichen Gebilde). Die sterilen Blütenstände waren kleiner als die zur Samenbildung befähigten.

Das Gewicht der Blütenstände bei einem Exemplar, welches nur taube Blüten produziert hatte, betrug Mitte November 32 g (Trockengewicht), während an einem fertilen Exemplar die samenhaltigen Köpfe 63 g wogen und das Gewicht der von demselben Exemplare außerdem noch produzierten tauben Köpfe 25 g betrug. Die Zahl der Exemplare, die für die Wägungen verwendet werden konnten, war leider sehr gering; immerhin dürfte auch aus diesen Befunden der Schluß abgeleitet werden, daß Individuen, die durch Dekapitation an der Entwicklung ihres Hauptblütenkorbes gehindert werden, einen nur sehr geringen Teil ihrer Substanzvorräte in der Blütenbildung anlegen. Das Trockengewicht der vegetativen Teile der Mitte November geernteten Pflanzen betrug das 7fache des Gewichtes der Blütenkörbe bei den fertilen Exemplaren, während er bei den sterilen sogar das 21fache ausmachte.

Ich verweise auf Tabelle V, welche die Ergebnisse dieses Kapitels übersichtlich zusammenstellt.

Zur Hälfte entblätterte Pflanzen.

Im vorigen Kapitel haben wir gesehen, daß diejenigen Pflanzen, welche erst nach Entwicklung des ersten Laubblattpaares ihres Hauptsprosses beraubt wurden, einen Wachstumsvorsprung erhielten vor denen, welche nur zwei Vegetationspunkte hatten. Die Differenz, welche sich namentlich in den ersten Wochen nach der Operation bekundet, liegt — abgesehen von der vorgeschrittenen Aus-

[1]) Die äußeren Bedingungen waren zur Zeit der Blüte dieselben wie bei den übrigen untersuchten Pflanzen.

bildung des Wurzelsystems — unzweifelhaft darin begründet, daß den Pflanzen der ersten Reihe mehr assimilierende Blattfläche zur Verfügung stand als den andern. Für die kleinen Keimlinge bedeutete die Differenz von wenigen Quadratzentimetern naturgemäß recht viel, und es ist klar, daß gerade bei ihnen der Effekt leicht meßbar wurde, während in späteren Stadien der Entwicklung der Unterschied mehr und mehr zurücktrat. Es lag nahe, zu prüfen, ob sich durch Wägungen der Trockensubstanz Beziehungen zwischen der assimilierenden Blattfläche eines Sonnenrosenexemplares und seiner Substanzproduktion feststellen lassen.

Ich suchte dieser Frage in der Weise näher zu treten, daß ich von je zwei sich entwickelnden Blättern bei einer Reihe von Pflanzen vom 29. Mai (etwa 40) ein Blatt möglichst jung, dicht am Stamm abschnitt. Auch von den Kotyledonen ließ ich nur eins am Hypokotyl stehen. Pflanzen, welche in der geschilderten Weise operiert wurden, arbeiteten nun freilich hinsichtlich ihrer Assimilationstätigkeit keineswegs mit der halben Kraft einer normalen Pflanze, der man ihr ganzes Blattwerk läßt. Denn einmal bleibt die assimilierende Oberfläche des Stengels unberücksichtigt, von welcher Boirivant[1]) sogar annimmt, daß sie nach der Resektion der Blätter intensiver an der Assimilation teilzunehmen befähigt wird, als bei normalen Pflanzen; weiter ist eine auffallende Folge der geschilderten Operation die, daß die stehengebliebenen Blätter größer werden als unter normalen Umständen, und daß ferner die Blattproduktion am Hauptstamm verlangsamt wird: die Zahl der Blätter, welche die Hauptachse trägt, bleibt noch hinter der Hälfte der normalen Blattzahl zurück. Dagegen wird nach Sorauer[2]) die Tran-

[1]) Boirivant bei E. Küster: Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903. S. 148.

[2]) P. Sorauer: Studien über Verdunstung. Forschung. a. d. Geb. d. Agrikultur-Physik. Bd. III. Heidelberg 1880. 457ff.

Tab. VI. Zur Hälfte entblätterte Pflanzen.

Datum	Frisch-gewicht	Trocken-gewicht	Prozentgehalt an Trockensubstanz	Absolute Zunahme	Substanz-Quotient	Niederschläge	Temperatur	Licht	Summe der Sonnenstunden
Samen	0,0442	0,0407	92,08						
				0,0082		79,7 ccm	21,1° C	teils heiter, teils trübe	61,95 St.
4. Juni	0,4953	0,0489	9,8						
				0,0253	1,51	8,7 „	13,2°	teils heiter, teils trübe	57,15 „
11. „	0,8795	0,0742	8,4						
				0,0708	1,95	19,5 „	20,0°	meist heiter	72,80 „
18. „	1,897	0,145	7,6						
				0,380	3,64	9,4 „	15,5°	anfangs trübe, später heiter	56,55 „
25. „	6,382	0,525	8,2						
				1,338	3,54	0,1 „	18,5°	heiter	69,10 „
2. Juli	22,560	1,863	8,2						
				4,462	3,39	1,2 „	16,3°	meist trübe	47,35 „
9. „	70,31	6,325	8,9						
				11,485	2,81	10,7 „	20,0°	heiter	78,40 „
16. „	173,19	17,81	10,2						
				25,70	2,36	96,5 „	17,2°	meist trübe	37,05 „
23. „	380,83	42,11	11,0						
				27,16	1,64	1,7 „	21,2°	teils heiter, teils trübe	62,45 „
30. „	672	69,27	10,3						
				45,21	1,65	25,0 „	17.4°	meist heiter	47,00 „
6. Aug.	973	114,48	11,8						

spiration erhöht, wenn man den verdunstenden Apparat verkleinert durch teilweise Entlaubung der Pflanzen. Auf weitere Punkte, welche die Beurteilung der Assimilationstätigkeit der operierten Pflanzen sehr erschweren, wird später zurückzukommen sein.

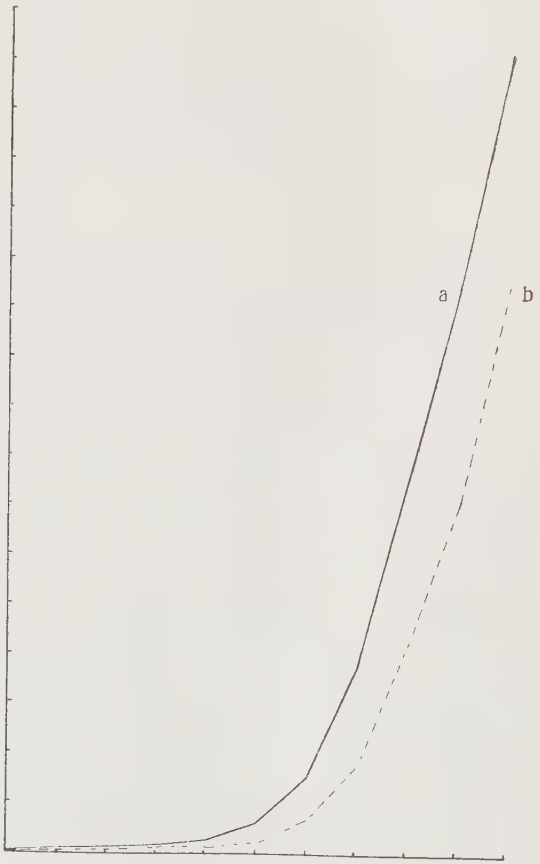


Fig. 6. Die Kurven zeigen die Zunahme des Trockengewichtes bei normalen (a) und zur Hälfte entblätterten Pflanzen (b).

In ihrem Wachstum blieben die operierten Sonnenrosen stets hinter den normalen zurück; besonders war in den ersten Wochen die Bewurzelung sehr schwach.

Vergleichen wir die Tabellen der normalen Pflanzen

und der mit geringerer Assimilationskraft wachsenden Exemplare (Tabelle VI) miteinander, so finden wir, daß die Differenz zwischen den Trockensubstanzen beider Pflanzenserien von Woche zu Woche größer wird. Während in der ersten Woche der Unterschied nur 0,085 g beträgt, sind in der fünften Woche, als die Blütenknospen gebildet wurden, die normalen Pflanzen schon über 10 g schwerer, und am Schluß der Beobachtungszeit, in der neunten Woche, ist der Unterschied bereits 43 g.

Die Zuwachsschnelligkeit ist in der neunten Woche

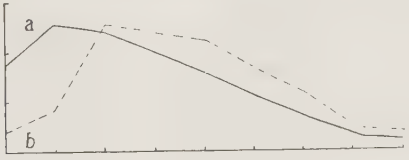


Fig. 7. Die Änderung des Substanzquotienten bei normalen (a) und zur Hälfte entblätterten Pflanzen (b).

ungefähr die gleiche wie bei den normalen Pflanzen: diese nehmen um 49 g zu, die operierten um 45 g, während vorher bei den letzteren die Zunahme erheblich langsamer vonstatten ging als bei den normalen, z. B. ist in der fünften Woche bei den operierten Pflanzen nur ein Zuwachs von 4,5 g, bei den normalen dagegen ein solcher von 10,6 g zu verzeichnen.

Schon früher erwähnten wir, daß der Substanzquotient bei den normalen Pflanzen in der zweiten Woche seinen größten Wert erreicht. Bei den mit geringerer Assimilationskraft wachsenden Pflanzen kommt er zum Höchstwert erst in der dritten Woche, und zwar ist dieser Höchstwert ebenso groß (3,64) wie bei den normalen Pflanzen (s. Fig. 7).

Auffallend ist der niedrige Faktor bei den operierten Pflanzen in den ersten beiden Wochen. Es wird dies seine Ursache darin haben, daß der Verlust des mit Reservestoffen angefüllten Kotyledons besonders empfindlich für das Keimpflänzchen war.

Als ich Anfang August die Versuche mit diesen Pflanzen abbrach, waren sie erst etwa halb so groß wie die gleichalten normalen Pflanzen geworden. Sie hatten, weil der Hauptsproß sich wenig streckte, ein etwas gestauchtes Aussehen bekommen. In den Achseln der stehengebliebenen Blätter hatten sich teilweise Seitensprosse gebildet, bei denen ebenfalls von zwei sich entwickelnden Blättern das eine so bald als möglich entfernt wurde.

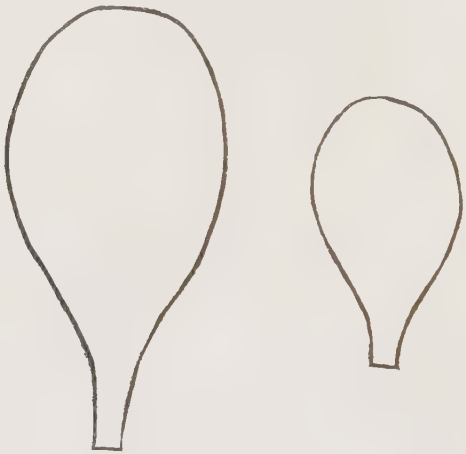


Fig. 8. a Kotyledon einer operierten, b einer normalen Pflanze, natürl. Größe.

Im folgenden wollen wir noch in einigen Worten auf die morphologischen Qualitäten der operierten Pflanzen eingehen und sie mit den normalen Befunden vergleichen.

Die den operierten Pflanzen belassenen Blätter (Keimblätter und Laubblätter) zeigen mancherlei Abweichungen von den normalen.

Der stehengebliebene Kotyledon wuchs im Verhältnis zu den normalen bedeutend in die Länge und Breite (s. Fig. 8).

Daß sich Kotyledonen unter besonderen Umständen

sehr stark vergrößern können, ist bekannt. So fand Smith [1]) bei Beobachtungen über Adventivwurzelbildung an isolierten Kotyledonen bei fast allen Spezies eine mehr oder minder große Ausdehnung der Keimblätter. Speziell bei isolierten Kotyledonen von *Helianthus* hat van Tieghem [2]) eine bedeutende Größenzunahme festgestellt. Hering [3]) hat, wie ich, die Keimblätter am Stamme gelassen und gefunden, daß man das Wachstum des einen fördern kann, wenn man das Wachstum des anderen hemmt, indem man es eingipst oder früh vollständig entfernt.

Ähnliches gilt von den Laubblättern. Bei einem operierten Exemplar mittlerer Dimensionen bestimmte ich am 3. August die Größenverhältnisse genauer und maß hauptsächlich auch die Oberfläche der gesamten Blätter. Zum Vergleich wurden auch bei einer mittleren normalen Pflanze dieselben Messungen vorgenommen.

Die Pflanze, der die Hälfte der angelegten Blätter genommen worden war, hatte im ganzen noch 23 Blätter, von denen 17 am Hauptstamm, 6 an den Seitenzweigen standen. Sämtliche Blätter — das Keimblatt ausgenommen — waren in der neunten Woche ihrer Entwicklung noch grün und hatten eine Oberfläche von insgesamt 451 qcm.

Die Oberfläche wurde folgendermaßen festgestellt. Die Konturen der Blätter wurden auf Papier gezeichnet, dann die Zeichnungen ausgeschnitten und gewogen. Durch Vergleich des Gewichtes der Zeichnungen mit dem Gewicht einer bekannten Oberfläche desselben Papieres wurde dann die Oberfläche der ausgeschnittenen Papierblätter berechnet.

---

[1]) Smith, Lonie H.: Beobachtungen über Regeneration und Wachstum an isolierten Teilen von Pflanzenembryonen. Dissertation. Halle a. S. 1907.

[2]) van Tieghem, Ph.: Recherches physiologiques sur la germination. Annales des Sciences naturelles. Ser. 5. Tome XVII. 1873.

[3]) Hering: Über Wachstumskorrelationen infolge mechanischer Hemmung des Wachsens. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XXIX, Berlin 1896. 132—170.

Das Gewicht der Blätter ohne Blattstiele betrug in g:

Frischgew.	Trockengew.	Prozentgeh. an Trockensubst.
170,00	27,17	15,95

Das Gewicht der ganzen operierten Pflanze war:

Frischgew.	Trockengew.	Prozentgeh. an Trockensubst.
817	89,27	10,9

Es wurden also 30,4% der gesamten Trockensubstanz in den Blättern angelegt, während die normale Pflanze zu dieser Zeit nur 21,2% für die Blätter verwendete. Für die normale Pflanze betrug das Gewicht der Blätter:

Frischgew.	Trockengew.	Prozentgeh. an Trockensubst.
164,46	29,12	17,70

Das Gewicht der ganzen normalen Pflanze war:

Frischgew.	Trockengew.	Prozentgeh. an Trockensubst.
1372	136,85	9,9

Im ganzen hatte die normale Pflanze 35 grüne Blätter, die zusammen eine Oberfläche von 723 qcm ausmachten; außerdem waren noch 4 verwelkte Blätter am Stamm, die nicht mit verrechnet wurden.

Wir sehen also, daß die Pflanze, der wir die Hälfte ihrer Blätter genommen haben, dennoch nicht bloß halb so viel Assimilationsfläche hat wie eine normale Pflanze, sondern mehr als halb so viel, nämlich rund 99 qcm mehr.

Ob sich korrelativ auch die Assimilationsgewebe der Rinde vermehrten, wie es Boirivant[1]) an entblätterten Trieben bemerkte, habe ich nicht untersucht.

Der Zuwachs der stehengebliebenen Kotyledonen ist demnach außerordentlich viel größer als die korrelative Vergrößerung der Laubblätter: diese zeigen bei den operierten Exemplaren einen Flächenzuwachs von 25%, während die Kotyledonen um rund 125% gewinnen. Daß für

[1]) Boirivant a. a. O.

das starke Flächenwachstum der letzteren der reiche Gehalt an plastischem Material verantwortlich zu machen ist, dürfte nicht zweifelhaft sein. Der Flächenzuwachs der einzelnen Laubblätter, für den wir hier einen durch Rechnung gefundenen Durchschnittswert angeführt haben, ist übrigens bei den einzelnen Laubblattindividuen insofern verschieden, als bei den später entwickelten die Flächenzunahme sehr viel beträchtlicher ausfiel als bei den früher gebildeten.

Auch in anderer Beziehung noch unterschieden sich die operierten Pflanzen von den normalen.

Daß die mit geringerer Assimilationskraft wachsenden Individuen sich verzweigten, wurde schon kurz erwähnt. Es ist immerhin auffallend, daß die korrelative Wachstumsförderung, welche von den operativen Eingriffen ausgeht, nicht ausschließlich dem Längenwachstum und der Blattproduktion der Hauptachse zugute kommt, sondern sich auch in der Bildung von Nebenästen bekundet.

Analoge Beobachtungen liegen bereits seitens anderer Autoren vor, Berthold[1]) entfernte z. B. an Ahornpflanzen das eine Blatt des Quirls ohne die Achselknospen zu verletzen und ließ das andere Blatt am Stamm. Infolge dieser Operation entwickelten sich die Achselknospen der stehengebliebenen Blätter weit besser als die Achselknospen der fortgenommenen Blätter, ohne daß jene übrigens austrieben.

An meinen Helianthuspflanzen sah ich stets nur die Achselsprosse der stehengebliebenen Blätter sich entwickeln. Leider wurde ich erst zu spät auf die Frage aufmerksam, ob bei der Resektion der Laubblätter auch die Achselknospen vielleicht gefallen waren.

Kotyledonarsprosse wurden an den in der oben beschriebenen Weise operierten Individuen nie beobachtet. Die stehengebliebenen Laubblätter entwickelten aus der

[1]) G. Berthold: Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organismen. Bd. II. Teil 1. Leipzig 1904.

Tab. VII. Pflanzen vom 5. Juni ohne Kotyledonen.

Datum	Frisch-gewicht	Trocken-gewicht	Prozentgehalt an Trockensubstanz	Absolute Zunahme	Sub-stanz-Quo-tient	Niederschläge	Tempe-ratur	Licht	Summe der Sonnen-stunden
Samen	0,0442	0,0407	92,08	0,0064					
13. Juni	0,4210	0,0343	12,2	0,0328	1,95	19,6 ccm	21,0° C	teils wolkig, teils heiter	69,70 St.
20. „	0,785	0,0671	8,5	0,1149	2,71	9,3 „	18,1°	meist trübe	53,20 „
27. „	2,183	0,182	8,3	0,281	2,54	0,1 „	18,8°	meist heiter	80,65 „
4. Juli	5,489	0,463	8,4	0,700	2,51	4,8 „	16,2°	meist wolkig	42,30 „
11. „	13,442	1,163	8,6	1,431	2,23	7,1 „	20,2°	meist heiter	58,00 „
18. „	29,313	2,594	8,8	2,283	1,88	96,6 „	17,4°	meist wolkig	55,45 „
25. „	52,56	4,877	9,2	2,780	1,57	1,7 „	21,0°	teils heiter, teils trübe	70,15 „
1. Aug.	79,14	7,657	9,6	3,978	1,51	25,3 „	17,9°	teils heiter, teils trübe	44,10 „
8. „	118,19	11,635	9,8						

Mehrzahl ihrer Achseln Seitensprosse, deren Länge zwischen 5 cm und 50 cm schwankte.

Ob bei der in Rede stehenden Operationsweise auch das stehengebliebene Primärblatt, das unmittelbar dem Keimblattwirtel folgt, hinsichtlich seiner korrelativen Größenzunahme — wie sich annehmen läßt — von dem Reservematerial des Kotyledons besonders profitiert, wurde nicht ermittelt.[1])

Weiterhin mögen noch einige Worte über die Lebensdauer der Blätter gesagt werden. Als die letzten Exemplare zum Zweck der Wägung gefällt wurden, waren sämtliche Blätter an ihnen noch lebendig, während, wie oben schon erwähnt, an den normal entwickelten Vergleichsexemplaren einige der untersten Laubblätter abgestorben waren. Die Keimblätter waren an allen Pflanzen tot. Die Anlage der Blütenkörbe am Ende der Hauptachse erfolgte an den operierten und normalen Exemplaren ungefähr gleichzeitig.

Pflanzen ohne Kotyledonen.

Von der sehr großen Bedeutung, welche die von den Kotyledonen gespeicherten Reservematerialien für die Zuwachsschnelligkeit der Versuchspflanzen haben, war schon wiederholt die Rede. Diese Bedeutung versuchte ich ziffern- und zahlenmäßig zum Ausdruck zu bringen, indem ich den Zuwachs normaler Pflanzen mit der Substanzproduktion solcher Exemplare verglich, denen in frischer Jugend die Kotyledonen genommen worden waren. Mit den Kotyledonen verliert eine Pflanze wie *Helianthus* ihre Reservespeicher und einen Teil ihrer assimilierenden Blattfläche. Daß der Verlust der Kotyledonen sehr nachhaltig

[1]) In der Literatur liegen bereits verschiedene Angaben vor, welche ähnliche Befunde wie die meinigen bringen; ich verweise auf: F. Haberlandt: a. a. O. Bd. I. 1875. S. 131. — E. Wollny: a. a. O. — Hans Winkler: Botan. Unters. aus Buitenzorg I, 5. Über korrelative Beziehungen zwischen Blatt und Achselknospe. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg XX. 2. Ser. Vol. V. 41.

das Wachstum schädigen würde, war daher leicht vorauszusehen; immerhin war bei meinen Messungen, deren Resultate Tabelle VII wiedergibt, der überraschend hohe Grad der Schädigung auffallend.

Operiert wurden etwa 40 Exemplare vom 5. Juni. Die Pflanzen blieben außerordentlich schwächlich: bis zum 8. Aug. hatten sie zwar eine Höhe von durchschnittlich

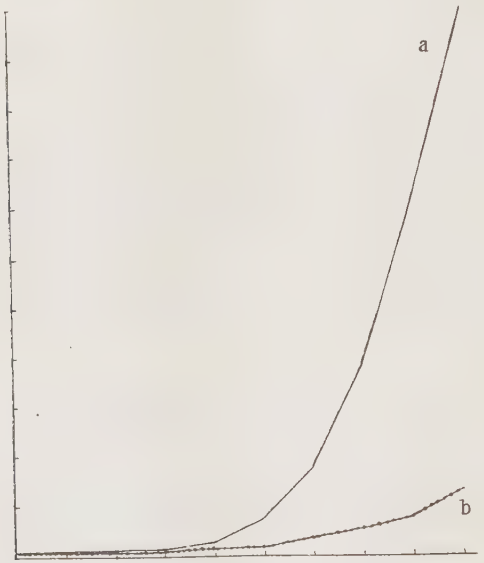


Fig. 9. Die Zunahme an Trockensubstanz bei normalen (a) Pflanzen und bei Pflanzen, die ohne Kotyledonen aufwuchsen (b).

100 cm erreicht, doch betrug ihr Trockengewicht nur etwa ein zehntel von dem der normalen Pflanzen.

Wie die Fig. 9 zeigt, haben Pflanzen ohne Kotyledonen den geringsten Zuwachs im Vergleich mit den andern in dieser Arbeit besprochenen Pflanzen.

Vergleichen wir die Wachstumskoeffizienten normaler und operierter Pflanzen, so ergibt sich, daß der Wachstumskoeffizient bei den operierten Pflanzen in derselben Weise ansteigt und später wieder abfällt wie bei normalen Indi-

viduen, aber nirgends zu der absoluten Höhe gelangt, wie beim normalen Verlauf der Entwicklung (vgl. Fig. 10).

Fig. 10. Die Änderung des Substanzquotienten bei normalen Pflanzen (a) und Pflanzen ohne Kotyledonen (b).

Im Anschluß an diese Messungen stellte ich noch einige Versuche an, welche das Entwicklungsschicksal einzelner Organe unserer Pflanze illustrieren sollten; ich wählte hierzu die Kotyledonen (s. Tab. VIII). Die Tabelle

Tab. VIII. Kotyledonen.

Datum	Frisch-gewicht eines Kotyledons	Trocken-gewicht eines Kotyledons	Prozent-gehalt an Trocken-substanz	Absolute Zunahme
	0,0050	0,0044	88,00	
10. Juni	0,0633	0,0088	13,90	+ 0,0044
11. „	0,0674	0,0092	13,64	+ 0,0004
12. „	0,1244	0,0126	10,12	+ 0,0034
13. „	0,1942	0,0177	9,11	+ 0,0051
17. „	0,2445	0,0183	7,48	+ 0,0006
21. „	0,2675	0,0195	7,28	+ 0,0012
25. „	0,3198	0,0207	6,47	+ 0,0012
29. „	0,3321	0,0211	6,35	+ 0,0004
3. Juli	0,3852	0,0203	5,27	— 0,0008
7. „	0,3723	0,0200	5,37	— 0,0003
11. „	0,3570	0,0200	5,60	— 0,0000
15. „	0,3046	0,0176	5,77	— 0,0024
19. „	0,1347	0,0163	12,02	— 0,0013
23. „	0,0225	0,0163	72,44	— 0,0000

und Fig. 11 geben über die Resultate Aufschluß. — Das Trockengewicht ruhender geschälter Samen beträgt im Durchschnitt 0,0088 g. Da der Embryo von Helianthus

Tab. IX. Spät ausgesäte normale Pflanzen.

Datum	Frisch-gewicht	Trocken-gewicht	Prozentgehalt an Trockensubstanz	Absolute Zunahme	Substanz-Quotient	Niederschläge	Temperatur	Licht	Summe der Sonnenstunden
Samen	0,0442	0,0407	92,08						
				0,0024					
18. Sept.	0,785	0,0431	5,4						
				0,0269	1,62	0,6 ccm	12,7° C	meist heiter	59,20 St.
25. „	1,241	0,070	5,6						
				0,0430	1,61	— „	14,5°	meist wolkig, teilweise heiter	27,30 „
2. Okt.	2,074	0,113	5,4						
				0,065	1,57	— „	13,4°	heiter	55,05 „
9. „	2,911	0,178	6,1						
				0,081	1,45	— „	12,3°	heiter	43,45 „
16. „	4,138	0,259	6,2						
				0,113	1,43	— „	2,4°	teils heiter, teils wolkig	27,85 „
23. „	5,718	0,372	6,5						

größtenteils aus Kotyledonenmasse besteht und ein Endosperm den Samen fehlt, ist die Annahme zulässig, daß ein Kotyledon eines ruhenden Samens ca. 0,0044 g wiegt; demnach (vgl. Tab. VIII) erfahren die Kotyledonen schon in den ersten fünf Tagen nach der Aussaat einen Zuwachs um das Doppelte ihres Gewichtes, dann steigt die Substanzmenge langsamer, um erst nach mehreren Wochen wieder abzusinken (vgl. Fig. 11).

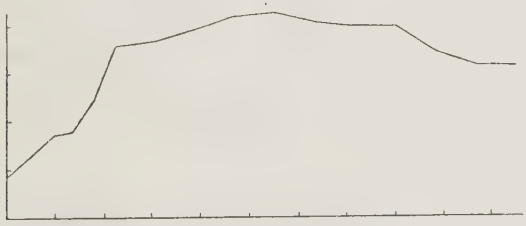


Fig. 11. Die Zunahme des Trockengewichts bei den Kotyledonen.

Die graphische Darstellung der Wachstumsvorgänge zeigt, daß der zeitliche Verlauf der Trockengewichtszunahme auch bei den Kotyledonen dem Typus einer S-förmigen Kurve entspricht[1]); denselben Kurvenverlauf nimmt im Grunde die Entwicklung der ganzen Pflanze. Allerdings kommt bei den Kurven, welche die Zunahme ihrer Trockensubstanz ausdrücken, der absteigende Ast der Kurve erst bei den letzten Stadien der Entwicklung zum Ausdruck.

Spät ausgesäte normale Pflanzen.

In der angeführten Arbeit erwähnt Hackenberg, daß bei spät angelegten *Canabis*-Pflanzungen die Blütenbildung schneller beginnt als bei Frühjahrspflanzungen. Um auch

[1]) Wolfgang Ostwald: Über die zeitlichen Eigenschaften der Entwicklungsvorgänge. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Heft 5. Leipzig 1908.

nach dieser Richtung für *Helianthus* Versuche anzustellen, machte ich am 28. August noch eine Aussaat, besonders, um die Pflanzen auf die Zeit der Blütenbildung und die Masse der Blütensubstanz zu prüfen. Die Beobachtungen konnten aber nicht zu Ende geführt werden, da die Pflanzen durch Frost zugrunde gingen, noch ehe sie zur Blütenbildung kamen.

Als ich am 18. September, also drei Wochen nach der Aussaat (die Samen waren nicht erst in Schalen, sondern sofort ins freie Land gesteckt), die Pflanzen zum erstenmal wog, hatten sie noch keine Laubblätter entwickelt und waren offenbar erst einige Tage vorher gekeimt. Das bestätigte mir auch die Wägung, die ein Gewicht ergab, wie es Frühjahrspflanzen 2—3 Tage nach der Keimung aufwiesen. Die Entwicklung ging äußerst langsam vonstatten. In fünf Wochen betrug ihr Trockengewicht noch nicht ein Vierzigstel von dem, das die Pflanzen vom 5. Juni in derselben Zeit gewonnen hatten (vgl. Tab. IX). Länger konnten die Versuche leider nicht fortgesetzt werden, da, wie erwähnt, die Pflanzen am 23. Oktober erfroren waren. Bis zu dieser Zeit hatten sie eine Höhe von durchschnittlich 24 cm erreicht und außer den Kotyledonen nur 6 Laubblätter entwickelt. Manche der Pflanzen hatten nicht hinreichend Festigkeit, um sich aufrecht zu halten, so daß sie am Boden lagen. Der Substanzquotient schwankt bei diesen Pflanzen während der Beobachtungszeit um 1,5 bei wöchentlicher Messung.

Diese großen Wachstumsunterschiede finden vermutlich ihre Erklärung in der Verschiedenheit der Temperatur und der Beleuchtung. Unterschiede hinsichtlich der Niederschläge kommen weniger in Betracht, da sowohl die im Frühjahre als auch die im August ausgesäten Pflanzen stets durch Begießen feucht gehalten wurden. Aber während die Frühjahrspflanzen in den ersten fünf Wochen bei einer täglichen Durchschnittstemperatur von fast 19° C wuchsen, betrug in dem gleichen Zeitraum die Temperatur bei den Augustpflanzen nur 11° C, besonders waren die

Nächte im Herbst erheblich kälter; in den letzten Beobachtungstagen gingen die spät ausgesäten Pflanzen ja sogar infolge von Frost zugrunde.

Ein zweiter Faktor, der wahrscheinlich mit die Unterschiede hervorgerufen hat, ist das Licht. Die normalen Pflanzen vom Juni hatten in den ersten fünf Wochen einen Lichtgenuß von insgesamt 600,5 Lichtstunden (von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang gerechnet), davon waren 316 Sonnenstunden. Die Augustpflanzen bekamen nur 414,4 Lichtstunden mit 212 Sonnenstunden, also 200 Licht- und 100 Sonnenstunden weniger, was für die kleinen Pflanzen in der verhältnismäßig kurzen Zeit von fünf Wochen sicher von bedeutendem Einfluß ist.

Zusammenfassung der Hauptresultate.

1. Es läßt sich bestätigen, daß *Helianthus annuus Bismarckianus* während der vegetativen Wachstumsperiode das Trockengewicht nach dem Prinzip der geometrischen Reihe vermehrt.

2. Pflanzen mit zwei Vegetationspunkten, die durch Entfaltung der Kotyledonarseitensprosse und durch Unterdrückung des Hauptsprosses zustande kamen, produzierten weniger Trockensubstanz als normale eingipflige Pflanzen.

3. Für die Blütenstände verwendeten zweigipflige Pflanzen nur etwa ein Achtel ihrer gesamten Trockensubstanz, während normale Individuen ein Drittel ihrer Substanz dafür anlegten.

4. Pflanzen mit vier Vegetationspunkten, die erzeugt wurden durch Entfaltung der Kotyledonarsprosse und der Seitenzweige aus den Achseln der Primärblätter, erreichten ein höheres Trockengewicht als normale Pflanzen.

5. Für die Blütenkörbe verwendeten die viergipfligen Pflanzen mehr Material als die zweigipfligen, aber ebenfalls weniger als die normalen, nämlich etwas mehr als ein Fünftel ihrer Trockensubstanz.

6. Pflanzen, denen die Hälfte der sich entwickelnden

Blätter genommen wurde, blieben im Längenwachstum und in der Substanzproduktion hinter den normalen Pflanzen zurück. Es wurden weniger Blätter am Hauptstamm angelegt als bei normalen Individuen. Dafür fand eine starke Vergrößerung der Blattflächen statt. In den Achseln der stehengebliebenen Blätter entwickelten sich Seitensprosse. Für die Blattsubstanz wurde in der 9. Woche der Entwicklung von den operierten Pflanzen 30,4% verwendet, von den normalen 21,2%.

7. Pflanzen, welche ohne Kotyledonen aufwuchsen, erreichten in neun Wochen nur ein Zehntel des Trockengewichtes gleichalter normaler Pflanzen.

8. Pflanzen, die verhindert wurden, am Hauptstamm eine Endblüte zu bilden, entwickelten sich im allgemeinen in der von VÖCHTING beobachteten Weise, doch bildete die von mir untersuchte Spezies nach der Dekapitation Seitensprosse, die meist taube Blüten trugen; ein hypertrophisches Wachstum der Wurzel wurde nicht beobachtet; dagegen konnte gegenüber den normalen Pflanzen eine längere Lebensdauer der dekapitierten festgestellt werden.

Werden auch manche von denjenigen Befunden, bei welchen es sich um geringe Differenzen im Substanzbetrag der Pflanzen handelt, auf individuelle Verschiedenheiten der verwendeten Exemplare oder auf kleine Unterschiede in der Beleuchtung, den Transpirationsverhältnissen, den Bodenqualitäten usw. zurückzuführen sein, so dürfen doch andererseits alle auf größere Betragsunterschiede hin gezogenen Schlüsse gesetzmäßige Beziehungen zwischen Wachstumsweise oder Wachstumsform und Substanzproduktion zum Ausdruck bringen.

Unsere Experimente zeigen vor allem, daß nach den experimentellen Eingriffen in den typischen Entwicklungsgang der Exemplare quantitative (Gesamtmasse der produzierten Substanz) und qualitative (Beziehung zwischen der Masse der Blütenkörbe und der Masse der vegetativen Pflanzenteile) Abweichungen vom normalen Verhalten zustande kommen.

Nachtrag.

Nach Fertigstellung meines Manuskriptes wurde ich auf eine in diesem Jahre erschienene Arbeit von Lubimenko[1]) aufmerksam, deren Ergebnisse auch für meine Untersuchungen noch von einigem Interesse sind. Der genannte Autor weist nämlich nach, daß die Trockensubstanzproduktion einer Pflanze vor allem von der Beleuchtung abhängt; und zwar wird die optimale Beleuchtungsintensität durch die Menge der in den Blättern enthaltenen Chlorophyllkörner bedingt, so daß über die Assimilationskraft einer Pflanze oder deren einzelne Blätter nicht allein die Zahl der Quadrateinheiten der letzteren entscheidet, sondern auch die Qualität der Blattzellen. Die Transpiration hat im allgemeinen keinen Einfluß auf die Trockensubstanzproduktion. Der Prozentgehalt an Trockensubstanz fällt mit dem Licht. Diese Erscheinung ist vielleicht dem Einfluß der Transpiration zuzuschreiben, die ebenfalls mit dem Licht abnimmt.

Es stimmen mit einem Teil dieser Angaben von Lubimenko meine Befunde betreffs der spät ausgesäten Helianthuspflanzen überein, deren äußerst geringes Wachstum, wie ich annahm, durch geringen Lichtgenuß und niedrige Temperatur verursacht worden war.

---

[1]) M. W. Lubimenko: Production de substance sèche et de la chlorophylle chez les végétaux superieurs aux diverses intensités lumineuses. Annales d. Sciences Naturelles 9. Sér. Botanique. T. VII, 321—415. Paris 1908.

Lebenslauf.

Geboren bin ich, Felix Karl Fritz Gericke, evangelischer Konfession, am 1. Juni 1885 zu Seelow in der Mark Brandenburg als Sohn des verstorbenen Postmeisters a. D. Louis Gericke. Ich besuchte die Vorschule und bis Ostern 1899 das Realprogymnasium in Nauen, dann das Realgymnasium in Potsdam, das ich Ostern 1905 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Hierauf bezog ich die Universität Berlin, Ostern 1906 die Universität Marburg, Oktober 1906 die Universität Halle. Hier bin ich zur Zeit noch immatrikuliert. In den Osterferien 1908 arbeitete ich an der zoologischen Station zu Rovigno (Istrien).

Ich habe Vorlesungen gehört und an Übungen teilgenommen bei folgenden Herren Professoren und Dozenten:

In Berlin: Brandl, Ebeling, R. Lehmann, R. M. Meyer, Pariselle, Roethe, E. Schmidt, Spieß, Stumpf.

In Marburg: Bock, Kohl, Korschelt, A. Meyer, v. Sybel.

In Halle: Brandes, Dorn, Ebbinghaus, Eberhard, Fries, Grenacher, Klebs, Küster, Luedecke, Mez, Noll, Stieda, Tubandt, Uphues, Volhard, Vorländer, Walther, Wangerin, Wüst.

Allen meinen verehrten Herren Lehrern möchte ich an dieser Stelle meinen ehrerbietigsten Dank aussprechen. Ganz besonders danke ich Herrn Professor Dr. Küster für seine wertvollen Ratschläge und für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat.